

REMARQUES SUR LA FORME ET LA CROISSANCE DES TIGES

PAR

N. DÉCOURT

Chargé de recherches, C.N.R.F., Nancy

Le problème abordé ici est celui de l'évolution de la forme des tiges des arbres forestiers au cours de leur croissance. On sait que la technique des analyses de tiges permet, grâce au comptage et à la mesure à différentes hauteurs des cernes annuels, de reconstituer les formes successives de la tige analysée au cours de la vie de l'arbre.

L'évolution de la forme de la tige d'un arbre peut donc être facilement étudiée par ce procédé.

On a cherché depuis longtemps à caractériser la forme géométrique des tiges par des coefficients. Ceux-ci sont essentiellement de deux types [1-2] :

— Ceux qui permettent d'évaluer le volume total de bois à partir de mesures simples : hauteur, diamètre à hauteur d'homme.

— Ceux qui, au contraire, visent à caractériser la forme de l'arbre indépendamment de sa taille. Ces derniers sont définis en prenant pour unité une dimension de l'arbre étudié lui-même : le diamètre à 1,30 m par exemple, ou, beaucoup plus fréquemment, la hauteur.

Ces deux types de coefficients rendent mal compte des relations pouvant exister entre les dimensions de la tige en cours de croissance. Les premiers sont trop « grossiers » et les seconds utilisent une unité variable dans le temps, l'arbre étant son propre système de référence [3].

Nous avons essayé, ici, de comparer la croissance en diamètre de la tige à des hauteurs constantes au-dessus du sol.

Loi de croissance en diamètre de la tige

Quand nous parlons de diamètre à un niveau donné, il faut entendre le diamètre du cercle ayant même surface que la section de la tige à ce niveau.

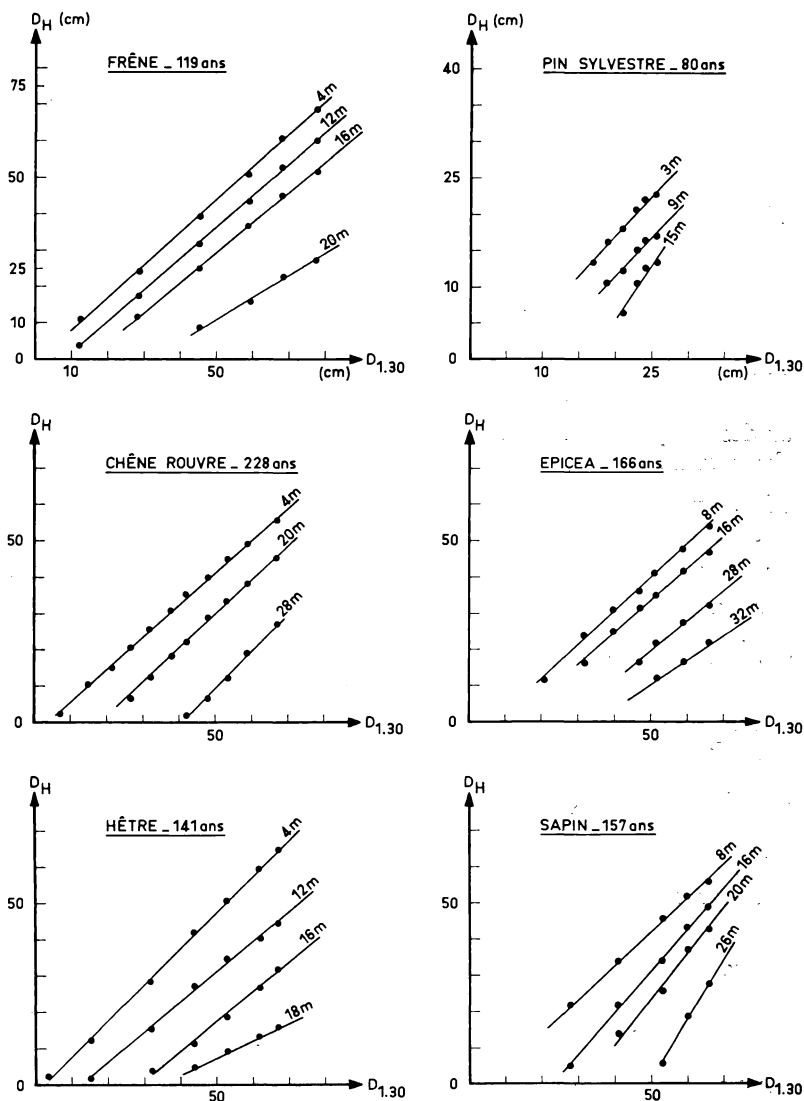


FIG. 1.

Relation entre le diamètre à 1,30 m ($D_{1,30}$) et le diamètre à une hauteur H (D_H) pour quelques tiges de différentes espèces.

Nous avons comparé à des âges successifs, soit de 10 ans en 10 ans, soit de 20 ans en 20 ans, les diamètres à 1,30 m au-dessus du sol $D_{1,30}$ aux diamètres situés à des hauteurs de 2 m, 3 m, 4 m, etc..., soit $D_{2,0}$, $D_{3,0}$, $D_{4,0}$, etc...

Bien que les tiges étudiées soient souvent très âgées, nous n'avons, par un niveau donné i , obtenu qu'un petit nombre de couples de mesures $D_{1,30}$, D_i ; une douzaine au maximum, trois ou quatre au minimum. Malgré ce petit nombre de points par niveau, les diagrammes de la figure 1 montrent que, pour des espèces très variées, ayant cru dans des conditions parfois très différentes, ces mesures sont toujours liées par des relations linéaires:

$$D_i = a_i + b_i D_{1,30} \quad (1)$$

a_i , b_i étant des constantes caractérisant la tige étudiée et le niveau i .

Les essences suivantes ont fait l'objet d'étude de ce type à partir des analyses de tiges tirées des archives de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts (4).

Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*, L.) — 3 tiges de 80 ans — Les Barres — Futaie régulière.

Pin laricio de Calabre (*Pinus nigra*, Arn ssp. *Laricio*, var. *Calabrica*) — 3 tiges de 80 ans — Les Barres — Futaie régulière.

Sapin pectiné (*Abies alba*, Miller.) — 1 tige de 157 ans — Forêt de Cornimont (Vosges) — Futaie plus ou moins régulière.

Epicéa commun (*Picea abies*, L.) — 1 tige de 166 ans — Forêt de la Fuvelle (Doubs) — Futaie plus ou moins régulière.

Mélèze d'Europe (*Larix decidua* Miller.) — 1 tige de 156 ans — Forêt de Saint-Chaffrey (Hautes-Alpes) — Futaie régulière.

Pin Maritime (*Pinus pinaster*, Ait.) — 1 tige de 119 ans — Forêt de Bagnols (Var) — Futaie régulière.

Frêne (*Fraxinus excelsior*, Lin.) — 1 tige de 119 ans — Forêt de Bezange (Meurthe-et-Moselle) — Taillis sous futaie

Chêne rouvre (*Quercus sessiliflora*, Smith) — 1 tige de 228 ans — Forêt de Bellême (Orne) — Futaie régulière.

Chêne pédonculé (*Quercus pedunculata*, Ehrh.) — 1 tige de 142 ans — Forêt de Champenoux — Taillis sous futaie.

Hêtre (*Fagus silvatica* Lin.) — 1 tige de 141 ans — Forêt de Haye — Taillis sous futaie.

Charme-houblon (*Ostrya carpinifolia*) — 1 tige de 166 ans — Forêt de Saorge (Alpes-Maritimes) — Futaie régulière.

A titre d'exemple, l'ajustement des droites de régression a été fait pour 6 niveaux de la tige de frêne.

Niveaux	4.0 m	8.0 m	12.0 m	16.0 m	20.0 m	22.0 m
Nombre de mesures	6	6	6	5	4	4
b_1	0,891	0,901	0,872	0,830	0,595	0,514
a_1	- 10,61	- 11,63	- 18,13	- 27,39	- 51,24	- 55,40
R^2_1	0,9995	0,9991	0,9996	0,9983	0,9986	0,9983

Ces résultats sont tout à fait remarquables: les liaisons constatées sont pratiquement fonctionnelles.

Les liaisons sont si étroites qu'aucun test statistique ne nous a semblé nécessaire. L'écart maximum entre diamètre observé et diamètre estimé, à l'aide de la droite moyenne, tracée empiriquement, reste très généralement inférieur à 2 cm. Cette valeur est légèrement dépassée 9 fois pour les 266 couples de mesures étudiées.

L'ensemble des liaisons (1) apparaît comme un caractère très stable de la tige d'un arbre au cours de sa croissance, puisqu'elle se maintient parfois plus de 200 ans sans modification sensible, en dépit des vicissitudes d'ordre climatique, cultural, ou même accidentel. Ainsi, dans le cas du charme-houblon de 140 ans, les relations entre niveaux ont été observées sur une maîtresse-branche ayant remplacé la tige principale brisée en cours de croissance.

Quel sens attribuer à ces relations? Plus précisément, que représentent les coefficients des relations (1). Il est clair que si une relation linéaire existe entre $D_{1,30}$ et D_1 , une relation du même type existe aussi entre deux niveaux quelconques D_i et D_j . On aura:

$$D_i = a_{ij} + b_{ij} \times D_j$$

En dérivant par rapport au temps t :

$$\frac{dD_i}{dt} = b_{ij} \times \frac{dD_j}{dt}$$

Relation qui exprime que les croissances en diamètre à deux niveaux quelconques au-dessus du sol sont directement proportionnelles.

Les coefficients de proportionnalité b_{ij} sont des constantes caractéristiques de l'individu. Cette loi doit, bien sûr, être interprétée de façon « probabiliste ». Elle ne signifie pas que les coeffi-

cients b_{1j} soient rigoureusement constants pour chaque accroissement annuel, mais qu'au cours des années les valeurs successives des b_{1j} , observées dans chaque cerne, oscillent autour d'une valeur moyenne, extrêmement stable durant toute la vie du sujet (voir fig. 3). L'étude détaillée de ce phénomène sort du cadre de cet exposé rapide. Sa vérification nécessite des mesures faites cerne par cerne, et à différents niveaux du genre de celles pratiquées par TOPCUOGLU [5].

Cette stabilité des rapports de croissance est, d'autre part, évidemment relative et ne saurait concerner les crises violentes, provoquées dans un but expérimental chez le sujet étudié, par exemple par un élagage extrêmement intensif ou par un changement

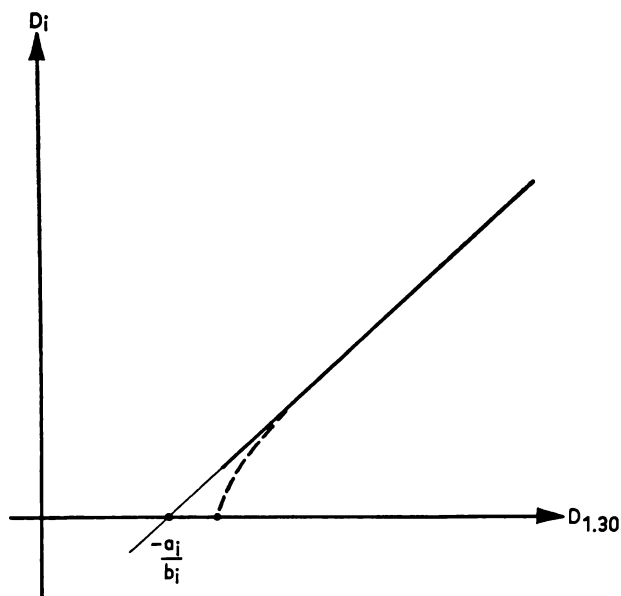


FIG. 2.

Signification du coefficient a_1 . La courbe en pointillé figure l'évolution probable de DH pendant les toutes premières années (cf. texte).

total des conditions de croissance. Les limites de cette stabilité seraient intéressantes à connaître. Les tiges étudiées ici ont vécu dans les conditions de la pratique forestière courante.

Pour simplifier, nous considérerons dorénavant les relations relatives au niveau de référence de hauteur $H_1 = 1,30$, étant entendu que le choix de ce niveau est purement arbitraire. La connaissance des coefficients b_1 des relations (1) en fonction de H_1 caractérise l'activité de l'assise cambiale du sujet étudié.

La fonction $b_1 = f(H_1)$ est un caractère individuel important, sans doute héréditaire, qui contribue à l'établissement et au maintien de la forme de la tige. Lorsque la tige atteint la hauteur $H_1 > 1,30$, $D_1 = 0$, la relation :

$$D_1 = a_1 + b_1 D_{1,30}$$

devient :

$$D_{1,30} = \frac{-a_1}{b_1}$$

égalité donnant théoriquement la valeur du diamètre à 1,30 m lorsque l'arbre atteint la hauteur H_1 .

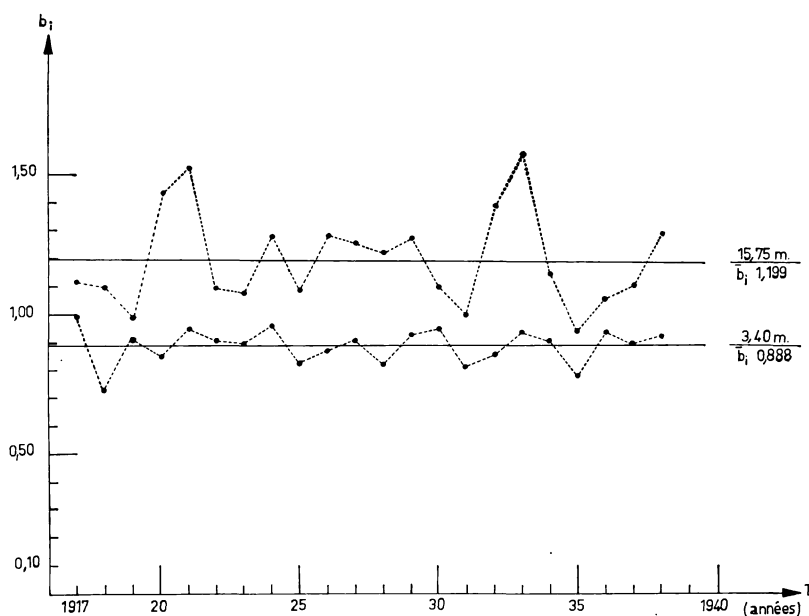


FIG. 3.

Exemple de variations des coefficients b_1 dans le temps. b_1 est ici le rapport des largeurs de cernes à 1,30 m et au niveau considéré. D'après l'analyse d'une tige d'*Épicéa* par TOPCUOGLU.)

En fait, les relations (1) ne sont pas établies de façon aussi nette pour les très petits diamètres. Chez certaines essences, la linéarité des relations semble apparaître très tôt, dès les tous premiers cernes (frêne, chêne, hêtre, sapin, par exemple). Chez d'autres, et notamment chez les pins, ce phénomène serait plus tardif, la croissance en diamètre étant sensiblement plus rapide pendant les toutes

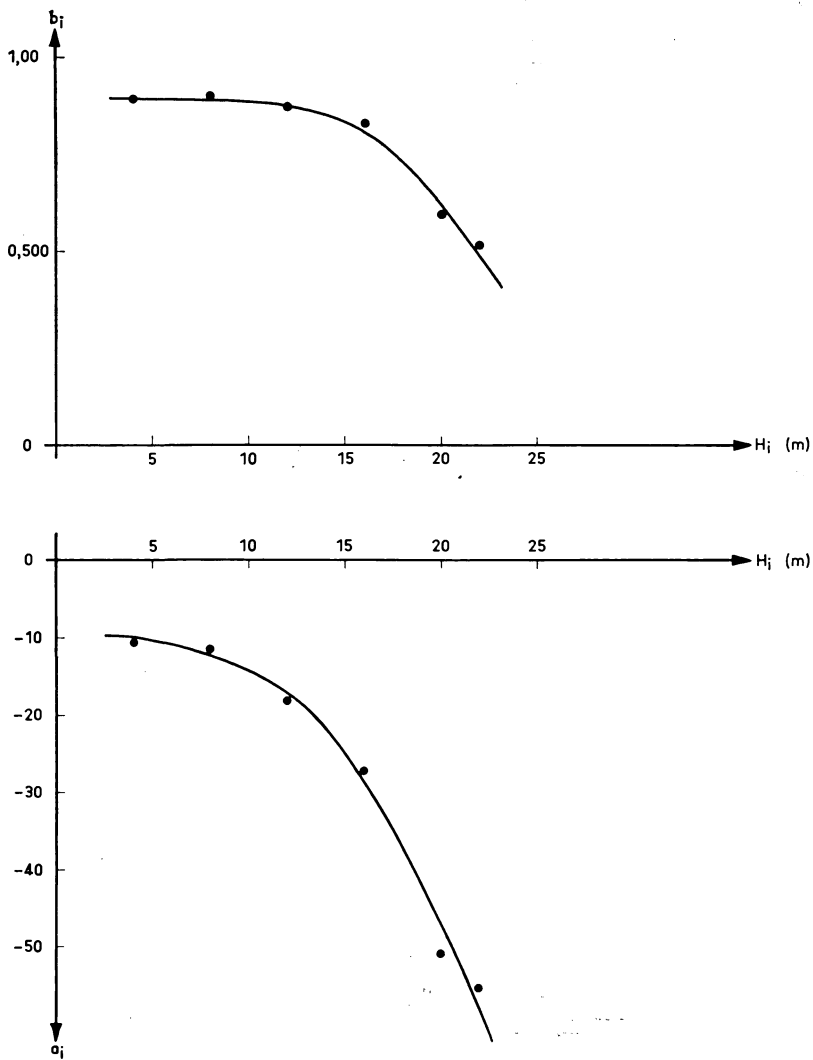


FIG. 4.

Courbes représentatives des fonctions $b_i = f(H_i)$ et $a_i = g(H_i)$ pour la tige de frêne de 119 ans. Le diamètre D_i à la hauteur H_i est relié au diamètre à 1,30 m, $D_{1,30}$ pendant toute la vie de l'arbre par la relation :

$$D_i = g(H_i) + f(H_i) \times D_{1,30}$$

premières années, comme le suggère le trait pointillé du schéma de la figure 2. Il n'en reste pas moins que, *très rapidement*, la relation linéaire s'installe entre les deux niveaux et qu'elle se maintient inchangée, pendant toute la vie du sujet, semble-t-il.

Les coefficients a_i apparaissent cependant comme étroitement liés à la croissance en hauteur du sujet, croissance qui, on le sait, caractérise fortement les conditions de station.

De plus, la fonction $a_i = g(H_i)$ concourt avec la fonction $b_i = f(H_i)$ à déterminer la forme de la tige. (Cf. fig. 4).

Extension à l'ensemble d'un peuplement

L'extension de cette loi de croissance à l'ensemble des tiges d'un peuplement nécessiterait l'étude par l'analyse de tige de l'ensemble des arbres du peuplement. Cette étude sera faite ultérieurement. On peut cependant, s'appuyant sur quelques hypothèses simples, étudier le comportement de l'ensemble des tiges d'un peuplement à partir d'une seule série de mensurations faites au moment de la coupe à blanc.

On supposera d'abord que toutes les tiges obéissent à la loi :

$$D_i = a_i + b_i D_{1,30} \quad (1)$$

On admettra ensuite que les tiges du peuplement sont suffisamment voisines par la race et par les conditions de croissance pour que leurs coefficients a_i , b_i soient peu dispersés autour de moyennes caractérisant le peuplement.

Enfin, les mesures dont nous disposons étant faites sur écorce, il faudra supposer que la croissance en épaisseur de l'écorce obéit aux mêmes lois de proportionnalité que celles du bois. Cela ne préjuge pas de la loi de répartition de l'écorce le long de la tige dont on sait qu'elle est très différente selon les espèces et même selon les races, mais seulement du fait qu'entre deux niveaux de hauteur H_i et H_j on a pour épaisseurs d'écorces e_i et e_j la relation :

$$e_i = \lambda_{ij} + \mu_{ij} e_j$$

où λ_{ij} et μ_{ij} sont des constantes.

Ces hypothèses, du reste vraisemblables, seront vérifiées si, pour l'ensemble des tiges du peuplement étudié, les relations (1) se trouvent vérifiées quelle que soit la valeur de $D_{1,30}$.

De plus, pour un peuplement entier, coupé à blanc, et dont toutes les tiges ont été cubées par billons de 1 m, on dispose d'un grand nombre de données, se prêtant bien cette fois à l'analyse statistique.

TABLEAU I
PEUPELEMENTS COMPLETS - TESTS DE LINEARITE
 $D_i = a_i + b_i D_{130}$

Niveaux i (m.)	2.50	3.50	4.50	5.50	6.50	7.50	8.50	9.50	10.50	11.50	12.50	13.50	14.50
Epicéa (Haguenau) 244 tiges b_1 Test F (P = 0,05)	0,8363 1,73 NS	0,8212 1,62 NS	0,8104 1,79 NS	0,7963 0,63 NS	0,7830 1,85 NS	0,7779 2,08 *	0,7686 1,97 NS	0,7568 1,90 NS	0,7415 1,79 NS	0,7368 1,50 NS	0,7270 1,19 NS	0,7049 0,97 NS	0,6947 1,30 NS
Epicéa (St Avold) 192 tiges b_1 Test F (P = 0,05)	0,880 0,95 NS	0,8602 0,98 NS	0,8318 1,67 NS	0,8254 1,32 NS	0,8155 1,81 *	0,8007 0,07 NS	0,7865 1,24 NS	0,7792 1,08 NS	0,7765 1,18 NS	0,7693 1,16 NS	0,7625 1,23 NS	0,7588 1,13 NS	0,7510 0,94 NS
Pin Syl-vestre (St Avold) 174 tiges b_1 Test F (P = 0,05)	0,8274 0,98 NS	0,8096 0,67 NS	0,7852 1,20 NS	0,7542 1,26 NS	0,7397 1,32 NS	0,6854 1,03 NS	0,6404 1,27 NS	0,5793 1,13 NS	0,5207 1,07 NS	0,4624 2,06 NS	0,4024 1,39 NS	- - -	- - -

L'essai a été fait sur les trois peuplements équiennes et purs d'épicéa commun et de pin sylvestre, coupés à blanc et soigneusement cubés en 1952 pour servir de base aux travaux de J. ABADIE [6]. Les tiges ont été regroupées par classes de circonférence, Le résultat des tests de linéarité figure dans le tableau I.

Ces tests sont tout à fait concluants. Les deux valeurs marquées d'une astérisque sont elles-mêmes très voisines de la valeur limite de F au seuil 5 %, soit 2,05 pour les Epicéas de Haguenau et 1,77 pour ceux de Saint-Avold. La linéarité des relations entre diamètres pris à différents niveaux au-dessus du sol dans un peuplement donné peut donc être considéré, pour ces trois exemples, comme solidement établie. Ce fait généralise la relation linéaire bien connue, existant dans un peuplement, entre le diamètre à 1,30 m et le diamètre à hauteur de souche [7].

Par ailleurs, la même série de relations a été étudiée, dans 14 peuplements équiennes de pins sylvestres, très différents par la race, l'emplacement, et la sylviculture pratiquée; mais, cette fois, à partir d'un échantillon de quelques dizaines de tiges soigneusement stratifié par classe de diamètre à 1,30 m et par catégorie de tiges, selon la méthode en usage à la Station de Recherches Forestières de Nancy. Tous les coefficients b_i , pour des niveaux de hauteurs s'étendant de 2,50 m à 20,50 m et pour les 14 peuplements sont significativement différents de 0 au seuil de probabilité de 5 %. Les liaisons constatées sur ces échantillons, si elles restent très nettes, sont cependant sensiblement moins étroites que celles établies pour les trois peuplements entiers.

Ces différents résultats, qu'il faut sans doute confirmer par d'autres mesures plus nombreuses, tendent à établir que (dans un peuplement forestier équienne et pur, sur station homogène, une relation linéaire existe entre les diamètres des tiges mesurées à deux niveaux constants, de hauteur quelconque au-dessus du sol. Comme on l'a vu, ces relations ne sont que les résultats moyens du mode de fonctionnement de l'assise cambiale de chaque tige prise isolément.

Si les hypothèses de base sont exactes, des relations de ce type doivent d'ailleurs également exister dans les peuplements inéquiennes et également, mais pour chaque essence séparément, dans les peuplements mélangés, pied par pied. Toutefois, cela n'a pas été vérifié.

Quelques conséquences de cette loi de croissance

L'existence d'une fonction invariante, très stable, caractérisant l'activité cambiale d'une tige à différents niveaux de hauteur, entraîne un certain nombre de conséquences, dont on peut signaler quelques aspects.

a) *Aspect dendrométrique.*

La forme de la base de la tige est extrêmement stable. Elle s'établit de façon très précoce et n'est pratiquement guère modifiable par la suite. Les variations de coefficients de forme et les « changements de tarifs » qu'on constate lorsque l'âge de la tige — et par extension celui du peuplement — s'accroît, seraient donc presque uniquement dues à la croissance en hauteur.

Cette croissance a deux conséquences :

— D'abord l'apparition, dans la partie supérieure de la tige, de nouveaux diamètres D_1 , liés au diamètre à 1,30 m par de nouveaux coefficients a_1 , b_1 .

— D'autre part, le fait que le diamètre à la moitié de la hauteur bois fort, dans le cas d'un cubage de type commercial, se trouve à un niveau qui ne cesse de s'élever au-dessus du sol.

On conçoit cependant, à partir des remarques faites ci-dessus, qu'on puisse établir, pour une tige — et sans doute pour un peuplement — des courbes telles que celles de la figure 4.

$$\begin{aligned} - a_1 &= g(H_1) \\ - b_1 &= f(H_1) \end{aligned}$$

Ces courbes permettraient de cuber exactement un peuplement, ou un échantillon d'arbres-types, à partir du sol, en mesurant, outre le diamètre à 1,30 m, la hauteur bois fort de la tige. On déduirait ensuite des relations ci-dessus le diamètre à mi-hauteur et donc le volume de la tige.

Ces relations ne changeant pas avec l'âge permettraient une économie de grimpage dans les places d'expériences.

Autre conséquence, plus pratique, ces relations suggèrent une méthode de construction de tarifs de cubage perfectionnés, donnant la hauteur de n'importe quelle découpe choisie à l'avance et le volume correspondant à cette découpe. Leur existence permet d'affirmer que, pour un peuplement d'une essence donnée, il suffit que ce tarif soit à deux entrées.

b) *Aspect physiologique.*

L'activité cambiale apparaît pour un individu donné comme strictement fonction du niveau au-dessus du sol. Cela suppose que l'intensité de cette activité n'est pas liée, comme on l'a parfois supposé, à la diffusion d'hormones de croissance de la cime vers les zones inférieures de l'arbre [8]. Il apparaît en effet peu probable, qu'au cours de la vie de l'arbre, et chaque année, les mêmes quantités moyennes d'auxines atteignent exactement chaque niveau de la tige. Le rôle des auxines élaborées dans la cime ne peut donc être qu'un rôle qualitatif, entraînant la mise en activité — ou la mise en som-

meil — de l'assise cambiale: l'intensité de cette activité doit être réglée de façon quasi autonome à chaque niveau de la tige. C. JACQUIOT [9] a d'ailleurs récemment établi que le cambium dispose d'une autonomie de fonctionnement qui confirme parfaitement cette façon de voir.

On peut penser également, mais cela demande bien sûr une étude plus poussée du phénomène, que la très courte branche non linéaire de la courbe correspond à la formation du bois juvénile dans les tous premiers cerne de la tige, formation qui, on le sait, se poursuit plus ou moins longtemps chez les différentes espèces.

Il faut remarquer enfin que la croissance en diamètre n'est qu'un des résultats de l'activité cambiale. Si cette croissance, à différents niveaux de la tige, obéit à des lois simples, on peut espérer que d'autres caractéristiques du bois, également liées à cette même activité (densité, dureté, texture...) sont régies par des relations du même type, dont l'étude est fondamentale pour la connaissance du matériau bois.

c) *Aspect génétique.*

La forme des tiges apparaît comme un caractère individuel, très précoce et remarquablement stable. Cette précocité et cette stabilité sont, bien sûr, d'une grande importance pour la sélection des tiges d'après leur forme, en particulier lors des tests de descendance.

Un autre caractère important, la capacité de croissance, semble faire preuve des mêmes qualités, au moins chez certaines essences comme l'Epicéa commun (DELVAUX [10]) et le Hêtre.

Cette possibilité de sélection précoce de deux caractères aussi essentiels que la forme et la capacité de croissance, peut sans doute faciliter la tâche du forestier généticien.



Il va de soi que ces quelques remarques n'épuisent pas le sujet. De nombreuses mesures et expériences sont nécessaires pour les consolider, puis les préciser. L'étude strictement dendrométrique des arbres en tant qu'individus peut cependant faire apparaître des phénomènes qui risquent de passer inaperçus si on se borne à étudier des moyennes ou des coefficients moyens valables pour tout un peuplement. C'est, de plus, le seul moyen d'essayer de comprendre les mécanismes du développement de l'arbre. A ce niveau d'ailleurs, la physiologie, la génétique, la dendrométrie, doivent concourir à cette compréhension.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] J. PARDÉ. — Dendrométrie (Edition de l'E.N.E.F.), Nancy, 1961).
- [2] M. PRODAN. — Forstliche Biometrie (BLV Ver. München, Bonn, Wien, 1961).

- [3] J.-P. MAUGÉ. — Une nouvelle méthode de Cubage du Pin Maritime (Annales E.N.E.F., Tome XVIII, fascicule 1, 1961).
 - [4] M. BARTET. — Diagrammes et Calculs divers (Bibliothèque de l'E.N.E.F., Nancy).
 - [5] A. TOPCUOGLU. — Die Verteilung des Zuwachses auf die Schaftlänge der Bäume (Thar. Forstl. Jb Bd 91, p. 485, 1940).
 - [6] P. AYRAL et J. ABADIE. — Méthode de calcul du volume des peuplements sur pied dans les places d'essais de Sylviculture (Annales de l'E.N.E.F., Tome XV, fascicule 1, 1956, Nancy).
 - [7] N. DÉCOURT. — Remarques sur la relation entre les circonférences à hauteur d'homme et les circonférences à hauteur de souche dans les peuplements forestiers (R.F.F., mars 1964).
 - [8] T. KOZŁOWSKI. — Tree Growth (The Ronald Press Company. New-York, 10, 1962).
 - [9] C. JACQUIOT. — Application de la technique de culture des tissus végétaux à l'étude de quelques problèmes de la physiologie de l'arbre. (Annales des Sciences Forestières, Tome XXI, fascicule 3, 1964, Nancy).
 - [10] J. DELVAUX. — Contribution à l'étude de l'éducation des peuplements. I. Acquisition de la position dominante dans les jeunes plantations équiennes d'épicéa. (Station de Recherches des Eaux et Forêts, Groenendaal, Hoeilaart, Belgique. Travaux, Série B, n° 29, 1964).
-